EFECTO DE LA SALINIDAD SOBRE LA ANATOMÍA FOLIAR Y RADICAL DE LA PIÑA (*Ananas comosus* (L.) MERR.) 'ESPAÑOLA ROJA'

Effect of salinity on leaf and root anatomy of 'Red Spanish' Pineapple (*Ananas comosus* (L.) Merr.)

Claravel G. Quintana[1]; María E. Sanabria[2]; Maritza G. Ojeda[1] y Rosario E. Valera[1].
Postgrado de Agronomía, Programas Horticultura[1] y Fitopatología[2]. Universidad Centroccidental "Lisandro Alvarado", Apartado 400. Barquisimeto, estado Lara,Venezuela. claraq443@hotmail.com; mesanabria@ucla.edu.ve; mgojeda@ucla.edu.ve; rosariovalera@ucla.edu.ve.

Resumen
Las plantas disponen de mecanismos anatómicos, morfológicos y fisiológicos como respuestas a la salinidad. El efecto de este estrés abiótico fue evaluado sobre la anatomía de hojas y raíces de plantas de piña 'Española Roja', cultivadas en maceteros y regadas con NaCl+ $CaCl_2$ (1:2), ajustadas a conductividades eléctricas de 0,75 (T1); 3,10 (T2); 5,40 (T3); 7,70 (T4) y 10 (T5) $dS \cdot m^{-1}$, durante 7 meses. Los tercios medios de las hojas y raíces fijados en etanol (70%), se seccionaron transversalmente aplicando técnicas para preparaciones semipermanentes. Las láminas foliares fueron hipostomáticas y con densidad estomática variable entre 54,77 a 38,25 estomas/mm^2 en 0,75 y 10 $dS \cdot m^{-1}$, respectivamente. La densida tricomática fue mayor abaxialmente. Los menores valores de grosor de la cutícula mas la pared celular externa de la epidermis se correspondieron con T1 y T2 (1,29 y 1,32 µm, respectivamente). El mayor grosor de la hipodermis foliar fue de 61,53 µm en T3; el mesofilo más grueso se presentó en las hojas de los tratamientos más salinos. La menor distancia entre los haces vasculares se observó en T1 con 34,90 µm. El grosor de la rizodermis fue menor a medida que aumentó la concentración de sales y el tamaño de las células tuvo la misma tendencia, excepto en las plantas provenientes de T2, que fueron más grandes. La respuesta de los tejidos de la raíz a la salinidad fue variable. Los resultados evidenciaron el efecto de la salinidad sobre la anatomía de la hoja y raíces de plantas de piña 'Española Roja'.

Palabras clave: densidad estomática, densidad tricomática, estrés salino; anatomía radical y foliar, conductividad eléctrica.

Abstract
Plants can respond to salinity by anatomical, morphological or physiological mechanisms. This research evaluated the effect of this abiotic stress on the leaf and root anatomy of plants of pineapple 'Red Spanish'. Plants were grown in pots and watered with solutions of NaCl + $CaCl_2$ (1:2) with electrical conductivities adjusted to 0.75 (T1), 3.10 (T2), 5.40 (T3), 7.70 (T4) and 10 (T5) $dS \cdot m^{-1}$ for 7 months. The middle thirds of leaf blades and roots were fixed in ethanol (70%) and sectioned to prepare semi-permanent slides. The leaf blades were hypostomatic, with stomatal density ranging from 54.77 to 38.25 mm^{-2} in T1 and T5, respectively. Trichome density was higher in the abaxial surface. The lowest values of cuticle thickness plus outer cell wall of epidermal cells corresponded to T1 and

Recibido: 15/12/2011- Aceptado: 01/03/2012

T2 (1.29 and 1.32 µm, respectively). The thickness of the leaf hypodermis was higher in T3 with 61.53 µm, and the thicker mesophyll occurred in leaves of the most saline treatments. The distance between the vascular bundles was the lowest in T1 with 34.90 µm. The thickness of the rhizodermis was lower as the salinity increased. The same trend was observed for rhizodermic cell size, except in plants of T2, which were larger. The response of cortical tissue and the vascular cylinder of the roots to salinity were variable. The results showed that salinity effectively affected the leaf and root anatomy of pineapple 'Red Spanish'.

Key words: stomatal density, trichome density, salinity stress, leaf and root anatomy electrical conductivity.

Introducción

Entre los factores naturales que limitan el crecimiento y desarrollo de los organismos vegetales hay que considerar los bióticos y los abióticos (Taiz & Zeiger 2006). Estos últimos, dependiendo de su intensidad y duración, pueden reducir la vitalidad de las plantas, dañándolas e incluso causándoles la muerte, considerando que pueden actuar como estresantes si existen respuestas específicas o no por parte del vegetal. En este sentido el concepto de estrés contempla, tanto las restricciones ambientales favorables como las respuestas que se desencadenan en la planta (Reigosa *et al*. 2004). Los principales factores que causan estrés abiótico en las plantas son la toxicidad por iones específicos, alta concentración salina en los suelos, acidez/alcalinidad, déficit o exceso de agua, temperaturas extremas, ozono, heridas, viento, presión, sonido, campos magnéticos, eléctricos. Estos factores ocasionan restricciones en el crecimiento del vegetal y en la productividad de los cultivos (Reigosa 1992, Larcher 1995, Lichtenthaler 1998).

Las condiciones salinas causan dos problemas fundamentales a las plantas. En primer lugar, el efecto de estrés hídrico ocasionado por la disminución del potencial osmótico del medio de enraizamiento, y por otro lado la toxicidad iónica y el desbalance nutricional (Barceló *et al.* 2005). Los vegetales hacen uso de mecanismos de tolerancia que les permiten continuar con sus funciones vitales en este ambiente, entre éstos se pueden considerar la dilución de las sales o la eliminación de estas últimas a través de glándulas o tricomas secretores, excretando los excesos de las mismas (Rozema *et al*. 1985, Sykes & Wilson 1988); absorción selectiva de iones por las raíces, favoreciendo el potasio sobre el sodio, restricción del transporte hacia órganos vitales acumulándolo en los órganos viejos, distribución de sales por toda la planta, ajuste osmótico (Romero-Aranda *et al*. 1998) o la producción de metabolitos secundarios (Taiz & Zeiger 2006).

Otras de las estrategias en las plantas para contrarrestar el efecto de la salinidad, son los cambios anatómicos y morfológicos que garantizan eficiencia en el uso del agua y tolerancia al factor estresante (Tal

1971, Shannon 1979, Hale & Orcutt 1987). Entre estos cambios se puede mencionar la modificación de la densidad e índice estomático (Salas *et al*. 2001, Kakani *et al*. 2003, Neogy *et al.* 2003, Benavides *et al*. 2004), cambios en la pared celular (Ramos *et al*. 2004), del grosor de la cutícula, la suculencia, así como la disposición de cristales en los tejidos (Poblete *et al*. 1991). Cada cultivo responde de manera particular a la salinidad y en algunos casos, producen rendimientos aceptables a altas concentraciones de sales, mientras que otros son sensibles a las bajas concentraciones (Serrano 1996).

La piña (*Ananas comosus* (L.) Merr.) es una de las especies de Bromeliaceae más conocida, considerada como un cultivo de tolerancia moderada ante altas concentraciones de salinidad (Mocoso 1995). Larcher (2003) enfatizó en la necesidad de estudiar las respuestas y variación de este cultivo ante factores como grado de estrés salino, variedad, órgano estudiado, estado de desarrollo de la planta y por supuesto la duración del mismo, lo que permitiría comprender la respuesta de las plantas bajo estas condiciones para proponer soluciones efectivas al problema. En tal sentido, en esta investigación se evaluó el efecto de tratamientos de salinidad aplicados en el agua de riego sobre la anatomía de hojas y raíces de plantas de piña 'Española Roja'.

Materiales y métodos

Plantas de piña provenientes de cultivo *in vitro* fueron trasplantadas en materos plásticos de aproximadamente 20 cm de altura por 30 cm de diámetro, con un sustrato de arena lavada inerte. Los tratamientos de salinidad fueron soluciones ajustadas a las conductividades eléctricas (CE) de: T1: 0,75 (testigo); T2: 3,10; T3: 5,40; T4: 7,70 y T5: 10 $dS \cdot m^{-1}$, a partir de una solución madre de NaCl + $CaCl_2$ (1:2 para Na:Ca), según criterios de Shani & Ben-Gal (2005). El testigo representó la CE del agua de riego de la municipalidad y los tratamientos se aplicaron dos veces por semana durante siete meses o hasta la muerte de la planta por efecto de los tratamientos, usando para cada unidad experimental 800 ml.

Las plantas fueron fertilizadas semanalmente con 3 $g \cdot L^{-1}$ de fertilizante hidrosoluble 20-20-20 ($N:P_2O_5:K_2O$) y micronutrientes (Shani & Ben-Gal 2005). El ensayo se organizó en un diseño completamente al azar y, para el estudio anatómico, se seleccionaron 4 plantas de cada tratamiento para un total de 20 y de cada una se seleccionaron 4 hojas e igual número de raíces, considerando los puntos cardinales.

Cada una de las hojas y raíces colectadas fueron medidas y los tercios medios se fijaron en etanol (70%) por 24 h. La densidad estomática (DE) y tricomática (DT) se determinaron en 1cm^2 de macerados de láminas foliares, sometidos a una solución de cloro comercial (10%), aplicándose calor para acelerar el proceso y se mantuvieron así hasta que se observaron completamente transparentes. Ambas epidermis se separaron con la ayuda de agujas de disección, se lavaron con agua destilada y se tiñeron con verde malaquita (5%). Se realizaron un total de 80 montajes semipermanentes en agua:glicerina (1:1) y

las preparaciones se sellaron con esmalte transparente para uñas (Salas *et al*. 2001). Para cada tratamiento por planta se realizaron 5 observaciones por epidermis (adaxial y abaxial), bajo microscopio de luz Olympus BX40, con un aumento de 400x.

Para la determinación del efecto de los tratamientos salinos sobre la anatomía del tercio medio de la lámina foliar, se realizaron secciones a mano alzada, se tiñeron con verde malaquita (5%) (Paniagua *et al*. 1993). Se realizaron 80 montajes semipermanentes con agua:glicerina y se observaron 5 campos, con un aumento de 400x, utilizando un ocular micrométrico. Las variables consideradas fueron grosor de la cutícula más la pared celular externa, ancho y largo de las células epidérmicas adaxiales y abaxiales, grosor de la hipodermis, longitud de los haces vasculares, número de haces por campo, distancia entre éstos, ancho de los casquetes esclerénquimáticos de los haces, número, ancho y largo de agrupaciones de células esclerénquimáticas por campo, grosor de la lámina, grosor, ancho y largo de las células del mesofilo.

Los tercios medios de las raíces fueron estudiados en secciones transversales, los cuales mostraban diferentes grados de desarrollo. Se obtuvieron 80 montajes por tratamiento aplicando la misma metodología utilizada para las preparaciones de láminas foliares. Las variables determinadas fueron grosor de rizodermis y ancho y largo de las células que la constituyen, grosor del parénquima cortical y diámetro del cilindro vascular. La determinación de las variables indicadas se hizo en 5 campos al microscopio de luz, con aumento de 400x.

Resultados y discusión

Caracterización histológica de la lámina foliar de la piña 'Española Roja'.

En las hojas de piña sin la aplicación de tratamientos se observó que la epidermis adaxial y abaxial, en vista frontal, estaban constituidas por células rectangulares de paredes engrosadas, sinuosas en mayor o menor grado o rectas, dependiendo de su posición sobre las nervaduras o en zonas intercostales. Esto coincidió con lo descrito por Tomlinson (1969), Flores-Vindas (1999) y Proenca & Sajo (2007) para Bromeliaceae. Según Tolimson (1969), esta configuración permite que se adhieran las células epidérmicas a la hipodermis y representa una adaptación para mantener las capas unidas durante la expansión y contracción foliar originadas por la variación de turgor.

Las hojas fueron hipostomáticas y los estomas se ubicaron en surcos profundos en las zonas costales e intercostales de la lámina. La clasificación de estas estructuras se dificultó por cuanto las células anexas laterales y polares no fueron observadas con facilidad, por localizarse a un nivel por debajo de las restantes células epidérmicas. Esta misma dificultad había sido señalada por Proenca & Sajo (2004) para especies de *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae), sin embargo, Tomlinson (1969) los describió como tetracíticos. La ubicación de los estomas fue considerada por Proenca & Sajo (2004) como un carácter plesiomórfico de distintas especies de Bromeliaceae, las cuales ocupan diversos hábitats y

están sujetas a condiciones diferentes de humedad, temperatura y luminosidad.
En ambas superficies de la lámina foliar se presentaron tricomas no glandulares, como los señalados por Werker (2000), tipo escamas peltadas y erectas, distribuidos en surcos longitudinales y constituidas por un número muy variable de células. Estas mismas estructuras y con la misma distribución aparecen reseñadas en estudios histológicos realizados por Sakai & Sanford (1980) en hojas de piña; Gilmartin & Brown (1987) y Proenca & Sajo (2004) en las hojas de *Aechmea*, también fueron descritas por Dos Santos *et al*. (2007) para *Orthophytum mucugense*, considerándolos como característicos de Bromeliaceae y los relacionaron con la absorción de agua y nutrientes. En el caso de *Ananas comosus*, en los tercios medios, éstas se distribuían en filas longitudinales en ambas superficies, tal como lo descrito por Strehl (1983), Benzing *et al*. (1985) y Proenca & Sajo (2007).
La importancia de la presencia de los tricomas en ambas superficies de las hojas de piña es que estas estructuras están altamente especializadas para absorber agua de lluvia o rocío, evitan la transpiración excesiva por la manera de incrustarse en la epidermis, dando lugar a superficies húmedas lo cual ayuda a que la difusión de gases sea menor (Kakani *et al*. 2003); aunado a esto, son capaces de reflejar entre un 42 a 47% de luz incidente y la radiación infraroja, aspecto importante en la disipación del calor en las bromelias de sitios muy expuestos (Lindorf *et al*. 2006). La densidad de los tricomas tipo escama en las hojas de *A. comosus* varió entre las superficies de la lámina foliar, siendo mayor el valor obtenido en la abaxial. Estos resultados se pueden relacionar con la función que estas estructuras también desempeñan en las hojas, la cual es proteger a los estomas, evitando la excesiva transpiración (Dos Santos *et al*. 2007, Souza *et al*. 2005) y su distribución está asociada en primer lugar con la forma como se organizan las hojas de las especies de Bromeliacaea (en rosetas), lo que propicia la acumulación de agua y detritus en la base de las láminas y, en segundo lugar, con la capacidad de absorción de agua por parte de las mismas y almacenamiento de este líquido en la hipodermis (Proenca & Sajo 2007) (Figura 1).

Caracterización histológica de la lámina foliar de la piña 'Española Roja'. **Sección transversal**.

Ambas epidermis de la lámina foliar se observaron uniestratificadas y pubescentes, tal como lo describió Krauss (1949). La paredes externas de las células se presentaron ligeramente engrosadas y con cutícula delgada. Según Proenca & Sajo (2007) estas características dependen de la especie estudiada. El lumen de las células del tejido de protección se presentó reducido por el engrosamiento de las paredes anticlinales y periclinales, del mismo modo, en las células anexas de los estomas. La cutícula estaba fuertemente engrosada, especialmente alrededor del ostíolo, protegiéndolo. En ambas superficies se presentaron grupos de células esclerenquimáticas, formando cordones de fibras de tamaños variables. No se

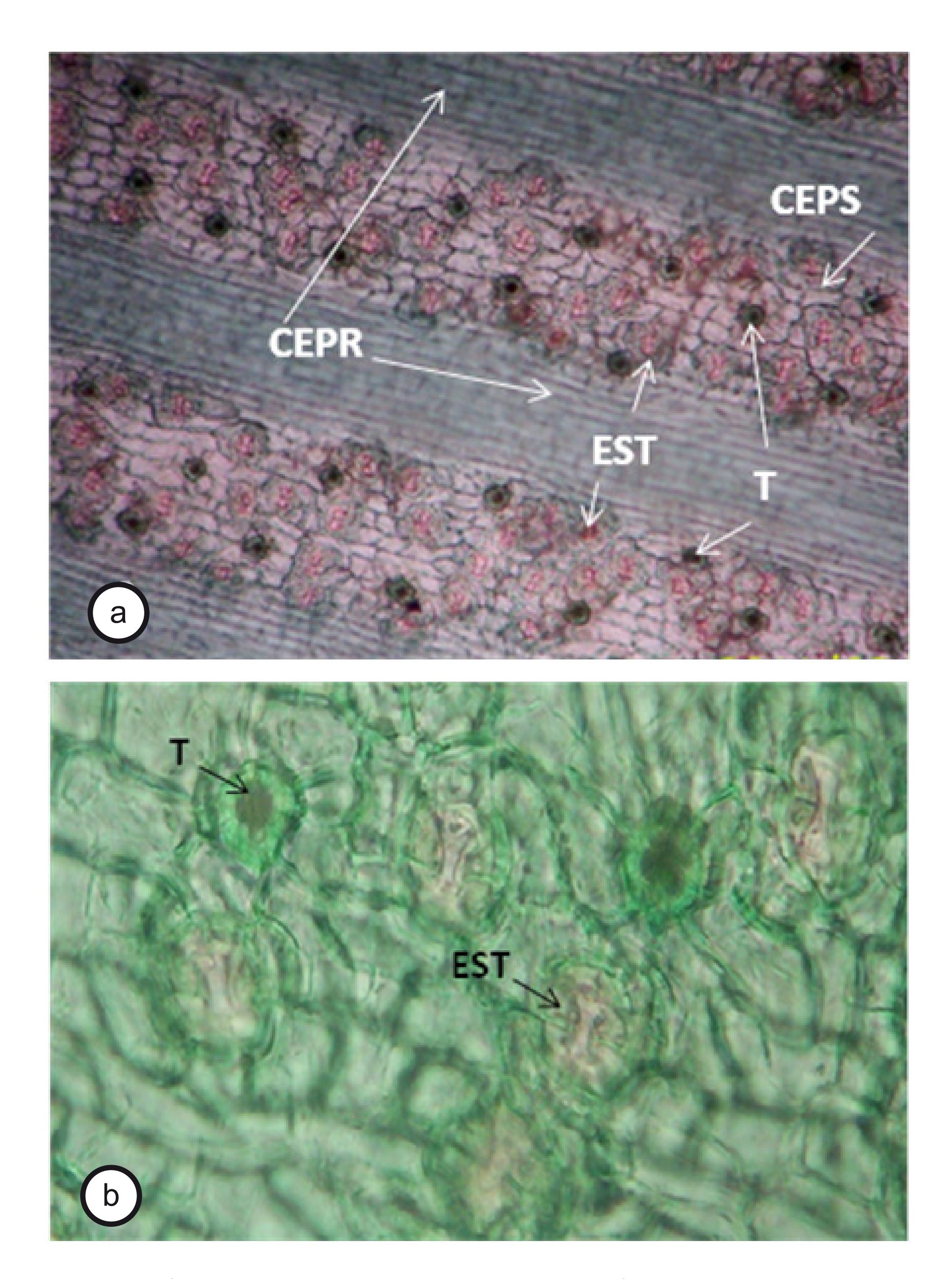


Figura 1. Vista frontal de la epidermis abaxial de la lámina foliar de piña (*Ananas comosus* (L.) Merr. 'Española Roja'. (a) patrón de distribución de estomas y tricomas; células epidérmicas de paredes rectas **CEPR** y sinuosas **CEPS**, tricoma **T** y estomas **EST**; (b) detalles de la epidermis.

observaron en las células epidérmicas las masas de sílice señaladas por Krauss (1949) para las hojas de piña.

La hipodermis presentó un número variable de capas de células que ocuparon del 25 al 40% del ancho total del transcorte de la lámina. Este tejido se presentó esclerificado, con paredes celulares de espesor variable y se observó menos desarrollado o ausente en los segmentos que se correspondían con los márgenes de las láminas foliares y solamente en la superficie adaxial. Esta descripción coincidió con la realizada por Krauss (1949) en hojas de piña y, según Proenca & Sajo (2004), sirve de soporte a los restantes tejidos foliares, reforzando la estructura de la hoja y al complejo epidermis/hipodermis, que protege a este órgano de la pérdida de agua. La hipodermis, en las hojas de piña, es el tejido responsable de acumular agua y que puede llegar a ocupar, según la cantidad de liquido acumulado, desde una cuarta parte, hasta la mitad del espesor del tercio medio de la lámina foliar, siendo escaso o nulo hacia los márgenes (Krauss 1949).

El mesofilo ocupó la región centro abaxial de la lámina y podría considerarse como homogéneo (hoja isofacial) por cuanto no se presentó una diferenciación entre parénquima clorofiliano en empalizada y esponjoso y se encontró atravesado por fibras, haces vasculares y canales de aireación que se comunican con los estomas, tal cual lo describió Krauss (1949). Estas observaciones difieren de las señaladas por Proenca & Sajo (2004) para *A. bromeliifolia* y *A. nudicaulis;* sin embargo, Downs (1974) consideró que la diferenciación entre estos tejidos es un carácter poco común en representantes de Bromeliaceae.

La posición del parénquima clorofiliano en las secciones transversales de las láminas foliares de piña, alejado de ambas superficies, lo protege contra la intensa luminosidad, favoreciendo la fotosíntesis y evitando la pérdida de agua a través de los canales de aireación, favorece la absorción de agua y el almacenamiento de la misma en el tejido acuífero que constituye a la hipodermis. Estas características, según Brighigna *et al.* (1984), son muy comunes en las especies de Bromeliaceae.

Los canales de aireación se observaron ocupados por diafragmas de células brasiformes, constituyendo un largo sistema de aireación que se extiende ininterrumpidamente en toda la lámina y formando una conexión más o menos continua entre la atmósfera interna y externa. Estas estructuras fueron asociadas por Proenca & Sajo (2004) con la inhibición de la transpiración, sin afectar el proceso de asimilación de CO_2.

Los tejidos vasculares se observaron en haces colaterales cerrados, distribuidos en una serie única y de tamaños variables y, tal como lo establece Krauss (1949), fueron de distintos tamaños: unos pequeños superiores y otros más grandes, que alternan con los primeros. Los más grandes, con dos casquetes de células esclerénquimáticas, de paredes engrosadas y punteaduras evidentes. En los más pequeños, las vainas eran discontinuas y algunas veces con extensiones hacia la superficie adaxial. En ambos casos se presentó tejido parenquimático, sin cloroplastos, separando los haces o sus

vainas, del mesofilo lo que según Van Fleet (1961) no es más que una endodermis. Por su parte, Sajo *et al.* (1998) y Pita & Meneses (2002) lo señalaron como una característica común de Bromeliaceae.

Se observaron extensiones de las vainas de los haces, lo cual, según Van der Merwe *et al.* (1994), son comunes en hojas de monocotiledóneas y según estos autores estas estructuras desempeñan un papel primordial en la distribución del agua en el mesofilo, sustentan y protegen a los tejidos vasculares. Del mismo modo, Mauseth (1988) las describió como fibrosas y a su modo de ver la función de éstas es el soporte de los tejidos, más que intervenir en los procesos que mantienen el turgor de la lámina. En las hojas de piña utilizadas para este estudio, no se presentó procambium entre los tejidos vasculares de los haces de mayor calibre (Flores 1975) (Figura 2).

Caracterización histológica de las raíces de la piña 'Española Roja'. Sección transversal.

A diferencia de lo descrito por Krauss (1949), la rizodermis de las raíces sin la aplicación de tratamientos fue pluriestratificada. Del mismo modo, las células constituyentes de este tejido fueron descritas por este mismo autor, como de paredes engrosadas, sin embargo, en este caso las presentaron delgadas. Las formas de las células fueron variadas y en algunos casos se presentaron idioblastos, con paquetes de rafidios. Las características de la rizodermis coincidieron con las descritas por Proenca & Sajo (2008) en catorce representantes de Bromeliaceae y según estos mismos autores y Tomlinson (1969), el tejido protector descrito es típico de todas las especies de esta familia de hábitat epífitico y terrestre, siendo este último caso el de la piña. Los rafidios observados en las células rizodérmicas también fueron señalados por Tomlinson (1969) y Proenca & Sajo (2008) para especies de Bromeliaceae. Estos cristales están compuestos de oxalato de calcio y la función que desempeñan es la de neutralizar el ácido oxálico, el cual es reintroducido en el metabolismo de la planta, cuando así se requiere. Por su parte, Fahn (1985) y Mauseth (1988) consideraron al tejido rizodérmico semejante al velamen descrito para especies de Araceae y Orchidaceae, atribuyéndosele una función de protección mecánica y aunado a esto, son un reservorio temporal de agua y minerales (Benzing *et al.* 1985).

La corteza radical se observó limitada externamente por la exodermis, formada por una o más capas de células con o sin paredes engrosadas, correspondiéndose estas últimas, a las células de paso descritas por Pita & Menezes (2002) para Bromeliaceae y a través de las cuales pasa a la corteza el agua que ingresa por la rizodermis pluricelular y probablemente se corresponda con la capa de esclerénquima descrita por Krauss (1949) para raíces de *Ananas comosus*. La región cortical ocupó la mayor parte de la sección transversal de este órgano y estuvo formada por aerénquima, con las células alargadas, algunas con rafidios y separadas por grandes espacios intercelulares, de tamaños variables, los cuales también fueron observados por Krauss (1949) y coincidiendo con lo descrito por Proenca & Sajo (2008)

para otras especies de Bromeliaceae. En las secciones transversales de la raíz se observaron a nivel de la corteza células con paredes engrosadas, a las cuales atribuyeron la función de evitar la pérdida de agua por evaporación, desde el interior del órgano; Tomlinson (1969) las consideró como células especializadas en estructuras de soporte.

La esclerificación de las células de la rizodermis y de otros tejidos que constituyen a la raíces fue señalada por Proenca & Sajo (2008) y a juicio de estos autores, estas características histológicas incrementan la resistencia a la pérdida de agua, evitando el colapso de las células. Internamente la zona cortical se presentó limitada por la endodermis, uniestratificada, con bandas de Caspary y paredes anticlinales engrosadas, como lo indicado por Krauss (1949).

El cilindro central, está delimitado por el periciclo, con células de paredes delgadas. El xilema es poliarco y alterna con floema, constituyendo un haz vascular radial cerrado y en el centro una médula parenquimática con las paredes engrosadas. Según Krauss (1949) la presencia de tejidos con paredes engrosadas en la médula de las raíces de piña le proporciona solidez y resistencia a este órgano (Figura 3).

Efecto de la salinidad sobre la densidad estomática (estomas·mm^{-2}) en la superficie abaxial de las láminas foliares de piña 'Española Roja'.

Los valores de la densidad estomática (DE) de las láminas foliares de piña sometidas a tratamientos salinos se muestran en el Cuadro 1. Los mismos resultaron ser menores a los reportados por Py (1968) para hojas de esta misma especie y los cuales estuvieron entre 70 y 80 estomas·mm^{-2} y podría sugerir que esta variable se vio afectada por condiciones estresantes, tanto ambientales como nutricionales (Wilkinson 1979). Así mismo, los menores valores encontrados en esta investigación podrían estar asociados con la rusticidad de este cultivar, el cual está mejor adaptado a condiciones semi-áridas con relación a otros cultivares de piña (Montilla *et al*. 1997); por lo tanto, una menor densidad estomática podría ser un mecanismo para hacer un uso más eficiente del agua que es un recurso limitado en zonas secas. Por otra parte, los resultados obtenidos demostraron que el incremento de la salinidad del agua de riego disminuyó la DE en la superficie abaxial de las hojas y los valores más bajos se correspondieron con las de las plantas sometidas a 10 dS·m^{-1}. Un comportamiento similar fue señalado por Salas *et al.* (2001) para las superficies adaxiales de hojas de tomate (*Lycopersicom esculentum* Mill.) de plantas sometidas a 0,5; 2,3; 3,1; y 5 dS·m^{-1}, con valores de DE de 117,80; 93,13; 73,87 y 59,73 estomas·mm^{-2}, respectivamente; y por Parés *et al*. (2008) en hojas de lechosa (*Carica papaya* L.) sometidas a 0,001; 2,0; 4,0 y 8,0 dS·m^{-1}, lo que se correspondió con DE de 399,2; 384,7; 282,2 y 265,2 estomas·mm^{-2}.

Se podría inferir que la salinidad en el agua de riego promovió la variación de la DE en las hojas de plantas de piña tal cual lo observaron Salas *et al.* (2001) en tomate, Kakani *et al*. (2003) en algodón; Neogy *et al*. (2003) en *Vigna radiata* ; Benavides *et al*. (2004) en maíz y Parés *et al*. (2008) en lechosa. Del mismo modo estos

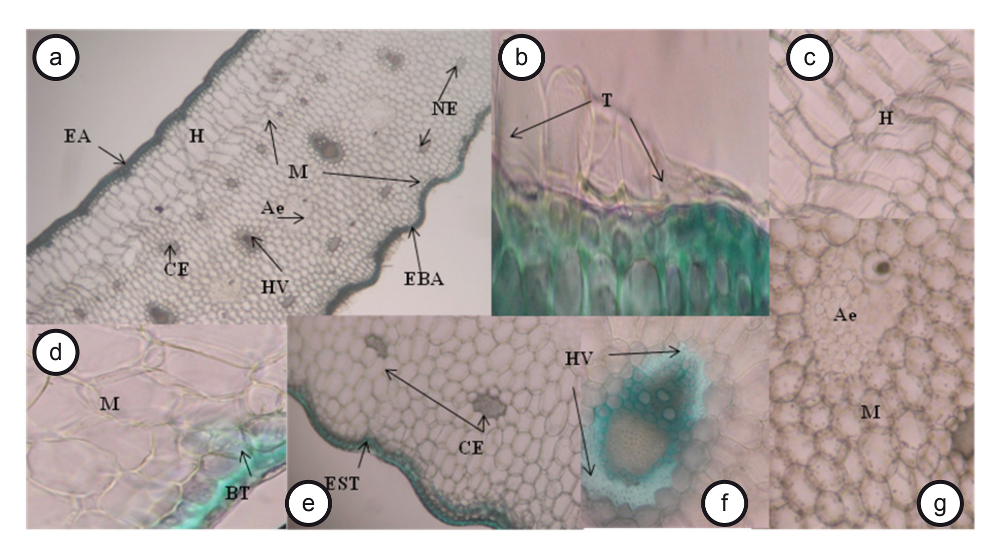


Figura 2. Sección transversal del tercio medio de la lámina foliar de piña (*Ananas comosus* (L.) Merr. 'Española Roja´ y detalles de los tejidos: epidermis adaxial **EA** y abaxial **EAB**; hipodermis **H**; haces vasculares **HV**; aerénquima **Ae**, agrupaciones de células esclerénquimáticas **CE**; mesófilo **M**; tricoma **T**, base del tricoma **BT** y estoma **EST**.

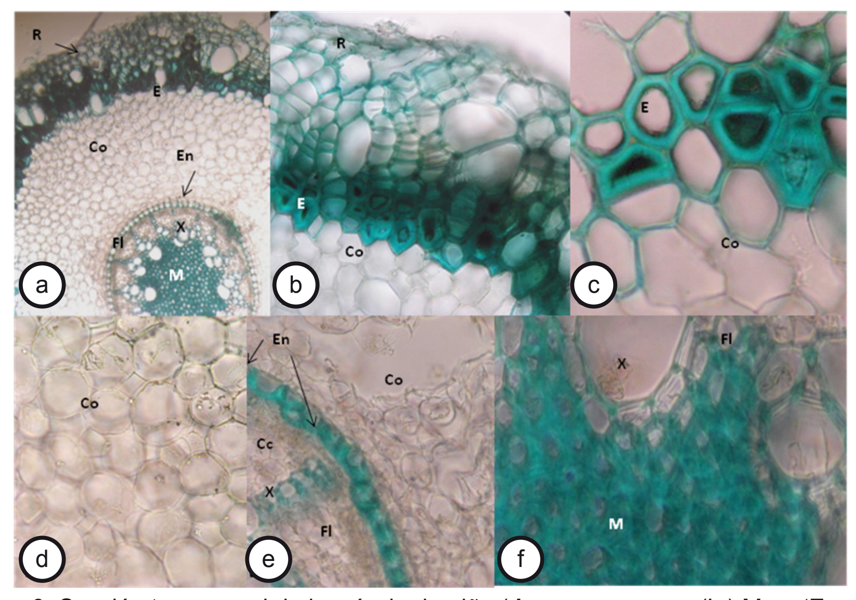


Figura 3. Sección transversal de la raíz de de piña (*Ananas comosus* (L.) Merr. 'Española Roja´ y detalles de los tejidos: rizodermis **R**; exdodermis **E**; corteza **Co**; endodermis **En**; cilindro central **Cc**; xilema **X**; floema **Fl** y médula **M**.

resultados coincidieron con los obtenidos por Benavides *et al*. (2004) en el caso de ocho genotipos de maíz, sometidos a estrés salino. En ambos casos ocurrieron ajustes en la estructura del tejido epidérmico relacionados con los valores de DE y que parecen estar asociados con la eficiencia en el uso del agua, en el sentido que incrementan su habilidad de capturarla o conservarla.

Efecto de la salinidad sobre la densidad tricomática (tricomas·mm^{-2}) en las láminas foliares de la piña 'Española Roja'

No se detectaron diferencias en la densidad tricomática entre los tratamientos de salinidad, pero si fueron altamente significativas entre las superficies adaxiales y abaxiales foliar y su interacción con los tratamientos, con los menores valores en los tratamientos menos salinos (Cuadro 2). Rozema *et al*. (1985) consideraron que el incremento de los valores de DT es un mecanismo de tolerancia de las plantas que les permite continuar con sus funciones vitales en un ambiente salino. Las diferencias observadas en esta investigación en cuanto a la cantidad de tricomas·mm^{-2} entre las superficies de las láminas ya habían sido señaladas por Dos Santos *et al.* (2007) para *Orthophytum mucugense* Wand. & Conc. (Bromeliaceae). Estos autores consideraron que la potencialidad de las células epidérmicas en producir tricomas pudo verse afectada por diversas circunstancias, entre ellas la localización de estas estructuras en el mismo órgano; en cambio su longitud, tamaño o densidad podría depender de las condiciones ambientales. Del mismo modo, además de los ajustes fisiológicos que se producen en las plantas para tolerar los niveles de salinidad, éstas sufren cambios anatómicos y morfológicos lo que modifica la coordinación entre diferentes órganos y tejidos, incrementa la habilidad para capturar o conservar recursos o aumenta su tolerancia al factor causante del estrés (Salas *et al*. 2001; Kakani *et al*. 2003; Neogy *et al.* 2003). De allí la importancia y la utilidad en determinar los valores de DT en esta investigación por cuanto permite explicar, de manera alguna, adaptaciones anatómicas y ecológicas de las plantas de piña.

Efecto de la salinidad sobre la anatomía de la lámina foliar de piña 'Española Roja'. Sección transversal.

Se presentaron diferencias altamente significativas ($P<0,01$) para el ancho de las células epidérmicas adaxiales, ancho y largo de las abaxiales, de las células hipodérmicas, grosor de la lámina, del mesofilo, ancho de los nódulos esclerenquimáticos, largo de las células parenquimáticas, distancia entre los haces vasculares, número de haces y nódulos por campo. En el caso de largo de las células de la hipodermis, de los paquetes de fibras y ancho de las células epidérmicas abaxiales, las diferencias fueron significativas ($P\leq0,05$) (Cuadros 3 y 4).

El grosor de la cutícula más la pared externa de las células epidérmicas de ambas superficies se vio modificado con los tratamientos de salinidad. En la superficie adaxial esta variable alcanzó valores mínimos de 1,29 μm en las hojas sometidas

Cuadro 1. Efecto de la salinidad sobre la densidad estomática en la superficie abaxial de las láminas foliares de piña (*Ananas comosus* (L.) Merr.) 'Española Roja'.

Tratamiento C.E. ($dS\cdot m^{-1}$)	Densidad estomática
0,75	54,77 ab
3,10	63,11 a
5,40	52,16 b
7,70	55,29 ab
10,0	38,25 c
Significancia	**
C.V. (%)	23,04

Medias seguidas por la misma letra en una misma columna no son significativamente diferentes entre sí, según la prueba de Tukey (P≤0,05).

Cuadro 2. Efecto de la salinidad sobre la densidad tricomática en la superficie adaxial y abaxial de las láminas foliares de piña (*Ananas comosus* (L.) Merr.) 'Española Roja'.

Tratamientos (C.E.) ($dS\cdot m^{-1}$)	Densidad Tricomática
0,75	16,26
3,10	17,74
5,40	17,74
7,70	18,69
10,00	17,04
Significancia	ns
Superficie	
Adaxial	13,28 b
Abaxial	21,70 a
Significancia	* *
Tratamiento x Superficie	
0,75 x Adaxial	13,04 c
0,75 x Abaxial	19,48 ab
3,10 x Adaxial	13,04 c
3,10 x Abaxial	22,43 a
5,40 x Adaxial	13,04 c
5,40 x Abaxial	22,43 a
7,10 x Adaxial	14,95 bc
7,10 x Abaxial	22,43 a
10,00 x Adaxial	12,35 c
10,00 x Abaxial	21,74 a
Significancia	*
C.V. (%)	15,10

Medias seguidas por la misma letra en una misma columna no son significativamente diferentes entre sí según la prueba de Tukey (P≤0,05)

a 0,75 $dS \cdot m^{-1}$ y 1,60 µm en aquellas a 10 $dS \cdot m^{-1}$; con valores muy cercanos (1,65 µm) para las plantas tratadas con 5,40 $dS \cdot m^{-1}$. En la superficie abaxial, el rango fue de 1,32 µm para las plantas con 3,10 $dS \cdot m^{-1}$ y 1,51 µm para las que se sometieron a 7,70 $dS \cdot m^{-1}$. Los resultados evidenciaron tal plasticidad anatómica y funcional de las hojas de piña para soportar el estrés salino a las que fueron sometidas, lo que pudo inducir modificaciones estructurales en este órgano. Adicionalmente se pudo inferir, que la intensidad de la respuesta de la planta dependió de la concentración de sales a las que fueron expuestas tal como lo señalaron Goykovic & Saavedra (2007). La menor área celular (ancho x largo) en la epidermis de ambas superficies foliares se presentaron en las plantas sometidas a mayores concentraciones salinas (10 $dS \cdot m^{-1}$, con valores de 2,40 µm para las adaxiales y 1,26 µm para las abaxiales). Estos resultados son comparables con los obtenidos por García & Jáuregui (2008), como respuesta de genotipos de caña de azúcar que difieren en tolerancia salina (`PR692176´, tolerante y `V78-1´, sensible) en los cuales el Na_2S0_4, indujo una fuerte reducción en el tamaño de las células epidérmicas, en ambos materiales.

La respuesta observada en las células hipodérmicas, en las cuales el mayor espesor se presentó en las plantas sometidas a 5,40 $dS \cdot m^{-1}$ (61,53 µm) y el menor (41,74 µm) en las tratadas con 3,10 $dS \cdot m^{-1}$, podrían considerarse como un mecanismo de respuesta a los efectos adversos de la salinidad, los cuales operan a nivel de todos los órganos, tejidos y células (Willadino & Cámara 2005).

El grosor del mesofilo en las hojas de piña sometidas a los tratamientos salinos se incrementó considerablemente y como consecuencia de esto, también el de la lámina se afectó. Estos resultados se pueden atribuir a un aumento en el volumen celular, más que al incremento en el número de capas de células, lo que concuerda con los resultados de García & Jáuregui (2008) en láminas foliares de caña de azúcar sometidas a tratamientos con NaCl, donde uno de los efectos más notables generados fue un aumento en el tamaño de las células buliformes y del mesofilo y este comportamiento se reflejó en un incremento en el grado de suculencia del órgano. Del mismo modo, Romero-Aranda *et al.* (1998) encontraron que en genotipos de cítricos, tanto el NaCl como el CaCl, provocaron suculencia foliar, ocasionando un incremento en el volumen de las células positivamente relacionado con el contenido de Cl^- en las hojas.

Los cambios anatómicos observados a nivel del mesofilo en las láminas foliares de piña, también son coincidentes con los resultados obtenidos por Parés *et al.* (2008) en lechosa; estos autores consideraron que entre los efectos de la salinidad se encuentran respuestas morfogenéticas de las plantas, para contrarrestar los efectos negativos de las sales y que los mismos son importantes en la acumulación y eficiencia del uso de agua y tolerancia al estrés salino. Por otra parte, al incrementarse el grosor de la hoja mejora notablemente la capacidad de retener sales en las vacuolas facilitando así un ajuste osmótico, al tiempo que el citoplasma es protegido por el efecto tóxico de los iones, por cuanto la suculencia ayuda

Cuadro 3. Efecto de los tratamientos de salinidad sobre la lámina foliar de piña (*Ananas comosus* (L.) Merr.) 'Española Roja'.

Tratamientos C.E.(dS·m^{-1})	Grosor de la cutícula + Pared celular externa		Células epidérmicas adaxiales		Células epidérmicas abaxiales		Células de la hipodermis			Células parenquimáticas	
	Adaxial µm	Abaxial µm	Ancho µm	Largo µm	Ancho µm	Largo (1) µm	Espesor (t)(1) µm	Ancho (t) µm	Largo (t) µm	Largo µm	Ancho µm
0,75	1,29b	1,40ab	1,37b	2,01ab	1,58ab	1,45a	47,44ab	4,25a	13,57ab	4,31a	4,95b
3,10	1,47ab	1,32b	1,46ab	1,73b	1,46bc	1,32a	41,74b	5,60a	13,25ab	4,52a	5,53ab
5,40	1,65a	1,50ab	1,69a	2,08ab	1,81a	1,51a	61,53a	5,52a	18,12a	4,87a	5,74ab
7,70	1,48ab	1,51a	1,54ab	2,31a	1,46bc	1,45a	43,37b	4,78a	12,34b	4,32a	5,95a
10,00	1,60a	1,35ab	1,39b	1,74b	1,28c	0,99b	42,45b	5,29a	14,16b	4,58a	6,24a
Significancia	**	*	*	**	**	**	ns	*	ns	ns	**
C.V.(%)	18,52	16,46	9,41	23,25	24,78	24,94	15,25	16,22	20,39	20,20	21,28

Medias seguidas por la misma letra en una misma columna no difieren significativamente entre sí según la prueba de Tukey ($P \leq 0,05$). (t): Valores que han sido transformados $(x+0,5)^{1/2}$; (1): Valores sometidos a la prueba de Kruskal- Wallis.

Cuadro 4. Efecto de los tratamientos de salinidad sobre la lámina foliar de piña (*Ananas comosus* (L.) Merr.) 'Española Roja'.

Tratamientos C.E. ($dS \cdot m^{-1}$)	Lámina	Mesofilo	Haces vasculares			Agrupaciones de células escleránquimáticas		
	Grosor (1) µm	Grosor µm	Largo µm	Distancia entre haces µm	Nº haces x campo (1)	Ancho (t) µm	Largo (t) µm	Nº de grupos por campo (t) (1)
0,75	98,70c	59,16c	17,92a	34,90b	1,88a	6,94ab	5,40ab	1,60ab
3,10	119,92bc	65,06c	17,74a	45,45a	1,60ab	5,95b	4,56b	2,08b
5,40	132,41ab	79,99b	17,87a	41,67ab	1,60ab	8,36a	5,37ab	1,32b
7,70	124,73abc	82,94ab	17,10a	38,83ab	1,72ab	7,31ab	5,73a	1,84ab
10,00	136,04a	90,29a	16,26a	45,91a	1,40b	6,87ab	4,98ab	1,68ab
Significancia	**	**	ns	**	**	**	*	**
C.V.(%)	18,93	16,09	24,75	22,09	11,35	24,78	24,94	16,46

Medidas seguidas por la misma letra en una misma columna no difieren significativamente entre sí según la prueba de Tukey ($P \leq 0,05$). (t): Valores transformados $(x+0,5)^{1/2}$; (1): Valores sometidos a la prueba de Kruskal-Wallis.

a la dilución de los mismos (Hagemeyer 1997).

No es posible atribuir las variaciones de los haces vasculares en cuanto a longitud a los efectos de la salinidad, debido a que también se pudo observar en las hojas de piña del testigo. Estas estructuras varían considerablemente si se toman en cuenta los que están más cercanos a la nervadura principal o si se ubican en los márgenes foliares. Sin embargo, los valores obtenidos en relación a la distancia entre haces, se incrementaron al compararlos con los valores extremos de salinidad (0,75 y 10 $dS \cdot m^{-1}$). Resultados semejantes fueron señalados por García & Jáuregui (2008) en hojas de plantas de caña de azúcar, las cuales presentaron mayores distancias entre haces al ser estresadas con NaCl, vinculándose esto con el incremento del grado de suculencia foliar.

Los cambios observados en los cordones de fibras y el tamaño de las lagunas no podrían considerarse como un reflejo de los tratamientos de salinidad aplicados a las plantas de piña, ya que se esperaría un mayor desarrollo de esclerénquima con dichos tratamientos. Sin embargo, los valores obtenidos para las situaciones extremas son muy cercanos (1,60 y 1,68 cordones de fibras/campo) y si se comparan con los reportados por García & Jáuregui (2008) en caña de azúcar, quienes aplicaron tratamientos con Na_2SO_4.

Efecto de la salinidad sobre la anatomía de la raíz de piña 'Española Roja'. Sección transversal.

Los valores de las variables determinadas en las secciones transversales de los tercios medios de las raíces (Cuadro 5) de piña disminuyeron con los tratamientos de salinidad, excepto la exodermis. Este mismo comportamiento fue descrito por Kakani *et al.* (2003) y Goykovic & Saavedra (2007) en raíces de plantas de tomate, las cuales presentaron un menor crecimiento como consecuencia de la aplicación de tratamientos salinos y, según estos autores y Almasoum (2000), existe variabilidad en la respuesta, la cual va a depender de la especie, los niveles de salinidad a las cuales se exponen y a la duración del periodo del estrés salino.

En las raíces de piña se observó una disminución del grosor de la rizodermis de 80,24 a 23,10 µm, correspondientes a plantas sometidas a T1 y T5, respectivamente. Estos valores eran de esperarse si se consideran los resultados obtenidos por Proenca & Sajo (2007) en el sentido que el grosor de este tejido varía según la región del órgano que se utilice para hacer el estudio; así, las células constituyentes de la rizodermis fueron diferentes en forma, tamaño y grosor de sus paredes, dependiendo del tercio estudiado, si estaba más cercano al ápice o si era un segmento de la región proximal. En esta investigación, se estudiaron los tercios medios de raíces de diferentes longitudes y por tanto la diferenciación de los tejidos en las mismas fue distinta, pudiendo haberse considerado los casos señalados. En las raíces de las plantas de piña utilizadas en esta investigación, la disminución del grosor de la rizodermis se vio acompañada de un incremento de la exodermis lo que se podría explicar por el hecho de que ante una situación de estrés, las plantas

Cuadro 5. Efecto de la salinidad sobre la anatomía de la raíz de piña (*Ananas comosus* (L.) Merr.) 'Española Roja'.

Tratamientos C.E. (dS·m^{-1})	Rizodermis	Células de la rizodermis		Exodermis	Parénquima cortical	Cilindro vascular
	Grosor µm	Ancho µm	Largo µm	Grosor µm	Grosor (1) µm	Diámetro (1) µm
0,75	80,24a	11,22b	11,49a	27,72d	272,63a	296,83a
3,10	78,76a	15,62a	15,01a	30,63cd	290,95a	269,56ab
5,40	59,07b	8,14bc	7,2b	69,41a	204,22b	312,68a
7,70	34,65c	8,08c	7,26ab	44,00bc	108,08c	184,19b
10,0	23,10c	7,81c	6,65b	55,93b	189,04b	255,75ab
Significancia	**	**	**	**	**	**
C.V. (%)	11,95	16,18	22,79	16,06	4,16	13,29

Medias seguidas por la misma letra en una misma columna no difieren significativamente entre sí según la prueba de Tukey (P≤0,05). (1): Valores sometidos a la prueba de Kruskal-Wallis.

son capaces de desarrollar una barrera entre su masa viva y el factor ambiental, acelerando su desarrollo o incrementando su magnitud (Ramos *et al.* 2004). En este caso, se observó además una tendencia al aumento del grosor de las paredes de las células constituyentes de la exodermis, lo que según estos mismos autores, está relacionado con los niveles de salinidad.

El diámetro de la corteza radical se vio afectado de forma variable con los tratamientos de salinidad disminuyendo del T1 al T4 y con un ligero incremento en T5. En estos resultados se podría explicar por el hecho de que habría que considerar que las plantas además de sufrir ajustes fisiológicos para enfrentar el estrés, también utilizan cambios en su morfología y anatomía, aumentando así su tolerancia al mismo (Viana *et al*. 2001). Adicionalmente Ramos *et al.* (2004) determinaron un aumento significativo en la proporción de la exodermis y la endodermis en raíces de *Pappophorum philippianum* Parodi, sometidas a 1 y 18 mS/cm, lo que contribuyó, según estos mismos autores, a la supervivencia de las plantas.

Conclusiones

La anatomía de la lámina foliar de las hojas de piña (*Ananas comosus* L.) 'Española Roja' coincidió con la descrita para otras especies incluidas en Bromeliaceae. La intensidad de la respuesta de este órgano a los tratamientos de salinidad (conductividad eléctrica) dependió de la concentración de las sales aplicadas y los cambios en los tejidos que los conforman pudieran relacionarse con los ajustes fisiológicos necesarios para tolerar el estrés.

Referencias bibliográficas

ALMASOUM, A. 2000. Effect of planting depth on growth and productivity of tomatoes using drip irrigation with semi saline water. *Acta Hort.* 537: 773-778.

BARCELÓ, J.; G. NICOLÁS; B. SABATER & R. SÁNCHEZ. 2005. *Fisiología Vegetal*. Piramide. Madrid, España. 315 p.

BENAVIDES, A.; R. DÁVILA; F. RINCÓN, H. RAMÍREZ & L. FUENTES. 2004. *Respuesta de la densidad estomática y de células tabulares de maíces bajo estrés por NaCl.* http://.uaaa.mx/DirInv/Result_Pio4/MEMORIA_2004/IngAgrícola/ABenavid es Mendoza 2.doc.

BENZING D., T. GIVNISH & D. BERMÚDEZ. 1985. Absorptive trichomes in ***Brocchinia reducta*** (Bromeliaceae) and their evolutionary and systematic significance. *Syst. Bot.* 10: 81-91.

BRIGHIGNA, L.; A. FIORDI & M. PALANDRI. 1984. Structural characteristics of mesophyll in some ***Thillandsia*** species. *Phytomorphology* 34:191-200.

DOS SANTOS, L.; M. CORTIZO & L. DA SILVA. 2007. Anatomia Foliar de ***Orthophytum mucugense*** Wand. e Conceição (Bromeliaceae). *Rev. Brasil. de Biociênc.* 5 (1): 825-827.

DOWNS, R. 1974. Anatomy and Physiology. In: *Pitcairnoideae (Bromeliaceae)* (L. B. Smith & R.J. Downs, eds.), pp. 2-28. Flora Neotropical. Hafner Press, New

York.
FAHN, A. 1985. *Plant anatomy*. Ediciones Pirámide, S. A. 3ra edición. Madrid. 643 p.
FLORES, E. 1975. Algunos aspectos de anatomía foliar comparada de dos especies de Bromeliaceae (***Aechmea mexicana*** Baker y ***Hechtia glomerata*** Zucc.). *Rev. de Biol. Trop.* 23: 29-52.
FLORES-VINDAS, E. 1999. *La planta, estructura y función. Vol II*. Libro Universitario Regional. Costa Rica. 883 p.
GARCÍA, M. & D. JÁUREGUI. 2008. Efecto de la salinización con NACl o Na_2SO_4 sobre la anatomía foliar en dos genotipos de caña de azúcar (***Saccharum*** spp.) con tolerancia salina diferencial. *Ernstia* 18: 89-105.
GILMARTIN A. & BROWN. 1987. Bromeliales. Related monocots and resolution of relationships among Bromeliaceae subfamilies. *Systematic Botany* 12: 493-500.
GOYKOVIC, V. & G. SAAVEDRA. 2007. Algunos efectos de la salinidad en el cultivo de tomate y prácticas agronómicas de su manejo. *Idesia* 25(3): 47-58.
HAGEMEYER, J. 1997. Salt. In: *Plant Eco-Physiology* (M. Prassad, ed), pp. 173-206. John Wiley and Sons Inc. NewYork.
HALE, M. & D. ORCUTT. 1987. *The physiology of plants under stress*. John Wiley and Sons. New York. 206 p.
KAKANI, V., K. REDDY; D. ZHAO & A. MOHAMED. 2003. Effects of ultraviolet-B radiation on Cotton (***Gossypium hirsutum*** L.) morphology and anatomy. *Ann. Bot*. 91: 817-826.
KRAUSS, D. 1949. Anatomy of the vegetative organs of the pineapple ***Ananas comosus*** (L.) Merr. II. The leaf. *Botanical Gazette* 110: 333-404.
LARCHER, W. 1995. *Ecofisiología Vegetal*. Omega. Barcelona, España.
LARCHER, W. 2003. *Physiolgical plant ecology*. 4th edition. Spriger-Verlag. Berlin. 533 p.
LICHTENTHALER, H. 1998. The stress concept in plants: An introduction. In: *Stress of life from molecules to man* (O. Csermely. Ed.) p. 187-198. *Annal of New York Academy of Sciences*. EEUU. 450 p.
LINDORF, H.; L. PARISCA & P. RODRÍGUEZ. 2006. *Botánica*. Ediciones de la Biblioteca. UCV. Caracas, Venezuela.
MAUSETH J. 1988. *Plant Anatomy*. The Benjamin/Cummings Publishing Companing, California. 576 p.
MOSCOSO, J. 1995. *Aspectos técnicos de la agricultura con aguas residuales*. Cepis. Lima. Disponible en: http://www.cepis.ops-oms.org/bvsacd/scan/019502.pdf. (Julio 17, 2009.)
MONTILLA DE BRAVO, I., S. FERNÁNDEZ, D. ALCALÁ DE MARCANO & M. GALLARDO. 1997. *El cultivo de la piña en Venezuela*. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias (FONAIAP). Centro de Investigaciones del estado Lara. Maracay. 155 p.
NEOGY, M., J. DATTA, A. ROY & S. MUKERJ. 2003. Studies on phytotoxic effects of aluminium of growth and some morphological parameters of

Vigna radiata (L.) R. Wileczek. *Journal of Environmental Biology* 23: 411-416.

PANIAGUA, R.; M. NISTAL; P. SENA; M. ALVAREZ-URIA & B. FRAILE. 1993. *Citología e histología vegetal y animal. Biología de las células y tejidos vegetales*. McGraw-Hill. Interamericana de España, Madrid. 1002 p.

PARÉS, J., M. ARIZALETA, M. SANABRIA & G. GARCÍA. 2008. Efecto de los niveles de salinidad sobre la densidad estomática, índice estomático y el grosor foliar en plantas de ***Carica papaya*** L. *Acta Botanica Venezuelica* 31: 27-34.

PITA P. & N. MENEZES. 2002. Anatomia da raiz de espécies de ***Dyckia*** Schult. f. e ***Encholirium*** Mart. ex Schult. & Schult. f. (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) da Serra do Cipó (Minas Gerais, Brasil), com especial referência ao velame. *Revista Brasileira de Botanica* 25:25-34

PY, C. 1968. *La piña*. Técnicas Agrícolas y Producciones Tropicales. Edición Revolucionaria. La Habana. Instituto del Libro. 267 p.

POBLETE, V.; V. CAMPOS; L. GONZALEZ & G. MONTENEGRO. 1991. Anatomic leaf adaptations in vascular plants of a salt marsh in the Atacama desert (Chile). *Revis. Soc. Chilena Historia Natural* 64: 65-75.

PROENCA S. & M. SAJO. 2004. Estructura foliar de especies de ***Aechmea*** Ruiz & Pav. (Bromeliaceae) do estado de Sao Paulo, Brasil. *Acta Botanica Brasilera* 18: 319-331.

PROENÇA, S. & M. SAJO. 2007. Anatomia foliar de Bromélias ocorrentes em areas de cerrado do Estado de Sao Paulo, Brasil. *Acta Botanica Brasilera* 21: 657-673.

PROENÇA, S. & M. SAJO. 2008. Rizome and root anatomy of 14 species of Bromeliaceae. *Rodriguesia* 59: 113-128.

RAMOS J., M. PERRATA, J. TIVANO & A. VEGETTI. 2004. Variaciones anatómicas en la raíz de *Pappophorum philippianum* inducidas por salinidad. *Phyton* 73:103-109.

REIGOSA, M. 1992. La planta en condiciones adversas. En Guía de la Naturaleza de Galicia. Ed. Faro de Vigo. España. 601-620p.

REIGOSA, M.; N. PEDRO & A. SANCHEZ. 2004. *La ecofisiología vegetal. Una ciencia de síntesis*. Editorial Madrid Thomsom cop.

ROMERO- ARANDA, R.; J. MOYA; F. TADEO; F. LEGAZ; E. PRIMO-MILLO & M. TALÓN. 1998. Physiological and anatomical disturbance induced by chloride salts in sensitive and tolerant citrus: beneficial and detrimental effects of cations. *Plant Cell Environ*. 21: 1243-1253.

ROZEMA, J.; P. BIJWAARD; G. PRAST & R. BROEKMAN. 1985. Ecophysiological adaptations of coastal halophytes from foredunes and salt marshes. *Vetattion* 62: 499-520.

SAJO, M.; R. MACHADO & S. CARMELLO-GUERREIRO.1998. Aspectos estructurais de folhas de bromelias e suas aplicaçoes no agrupamento de especies. In: *Bromelias da Mata Atlantica:* ***Canistropsis*** (M.V. Pereira, ed.) p. 102-111. Salamandra Editorial Ltd., Rio de Janeiro.

SAKAI, W. & G. SANFORD. 1980.

Ultrastructure of the water absorbing trichomes of pineapple (*Ananas comosus*, Bromeliaceae). *Annals of Botany* 46: 7-11.

SALAS, J., M.E. SANABRIA & R. PIRE. 2001. Variación en el índice y la densidad estomática de plantas de tomate (*Lycopersicom esculentum* Mill.) sometidas a tratamientos salinos. *Bioagro* 13: 99-104.

SHANI U. & A. BEN-GAL. 2005. Long-term response of grapevines to salinity: Osmotic effects and ion toxicity. *Journal of the American Society for Horticultural* Science 121: 569-575.

SHANNON, M. 1979. In quest of rapid screening technique for plant salt tolerance. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 14: 587-589.

SERRANO, B. 1996. *Efecto de la salinidad sobre el crecimiento y desarrollo de algunos cultivares y portainjertos de vid*. Tesis de maestría. Decanato de Agronomía. Universidad Centroccidental Lisandro Alvarado.

SOUZA, G.; M. ESTELITA & M. WANDERLEY. 2005. Anatomía foliar de especies brasileiras de ***Aechmea*** subg. ***Chevalera*** (Gaudich. Ex Beer) Baker. Bromelioideae- Bromeliacae. *Revista Brasilera de Botánica*. 28(3): 603-613.

STREHL T. 1983. Forma, distribuição e flexibilidade dos tricomas foliares usados no filogenia de Bromeliáceas. *Iheringia, Serie Botanica* 31:105-119.

SYKES, M. & J. WILSON. 1988. An experimental into the response of some new Zeland sand zone species to salt spary. *Annals of Botany* 62:159-166.

TAL, M. 1971. Salt tolerance in the wild relatives of cultivated tomato: Responses of ***Lycopersicon esculentum***; ***L. peruvianum***; ***L. esculentum minor*** to sodium chloride solution. *Australian Journal of Agricultural Research* 22:631-638.

TAIZ L. & E. ZEIGER. 2006. *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Inc. Publischers. Fourth edition. Sunderland, Massachusetts. EEUU. 764 p.

TOMLINSON, P. 1969. Commelinales-Zingiberales. In: *Anatomy of Monocotyledons* C.R. Metcalfe (ed.), III. Oxford. Cleredon Press.

VAN DER MERWE. A., J. VAN DER WALT. & E. MARAIS. 1994. Anatomical adaptations in the leaves of selected fynbos species. *South African Journal of Botany*. 60(2):99-107.

VANT FLEET, D. 1961. Histochemistry and function of endodermis. *The Botanical Review*. 27(2):165-220.

VIANA, A. P., C. H. BRUCKNER, H. E. PRIETO, C. A. MARTÍNEZ Y HUAMAN & P. R. MOSQUIM. 2001. Características fisiológicas de porta-enxertos de videira em solução salina. *Sci. Agric.* 58:139-143.

WERKER, E. 2000.Trichome diversity and development. In: *Advances in Botanical Research. Incorporating advances in plant pathology Plant Trichomes*. Vol 31. (D.L. Hallahan and J.C. Gray, eds.), pp. 1-35. Series Editor J.A. Callow. Academic Press.

WILLADINO, L. & T. CAMARA. 2005. Aspectos fisiológicos do estress salino em plantas. In: *Estresses ambientais: Danos benefícios em plantas* (Custodio

R., E. Araujo; L. Gómez e U. Cavalcante, Eds.), pp. 127-137. MXM Grafica e editor. Recife, Brasil.

WILKINSON, H. 1979. The plant surface (Mainly leaf). In: *Anatomy of dicotyledons* (Metcalfe,C.R. & Chalk, eds). pp. 97-165. Claredon Press. Oxford. 276 pp.